

# La validez de *Ceratophrys testudo* Andersson, 1945 (Leptodactylidae, Ceratophryinae): aspectos morfológicos de su reconocimiento

Silvia I. PERÍ

Cátedra de Fisiología Animal, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/nro.,  
1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina

**The holotype of *Ceratophrys testudo* is re-examined. The diagnostic characters of ANDERSSON (1945) and MERCADAL (1988) are questioned and compared with those of other members of the genus, especially *C. cornuta*. The morphological and osteological characters useful to recognize *C. testudo* are identified.**

## INTRODUCCIÓN

En 1945, L. G. ANDERSSON dió a conocer una lista de nuevas especies pertenecientes a la colección del Royal Museum of Natural History de Estokolmo. Los ejemplares estudiados por ese autor habían sido colectados entre los años 1937 y 1938 por una expedición sueca en las orillas del río Pastaza y río Napo al este del Ecuador.

En la nómina de nuevas especies, ANDERSSON incluyó a un nuevo leptodactílido ceratofrino al que designó como *Ceratophrys testudo*. Esta especie fué fundada sobre un único ejemplar macho actualmente depositado en el Naturhistoriska Riksmuseet de Suecia, Estokolmo.

*Ceratophrys testudo* es mencionada por PETERS (1954) para la localidad tipo en río Pastaza; GORHAM (1966) la cita en su lista sistemática y LYNCH (1971) la considera como una de las especies nominales del género; sin embargo, posteriormente, este autor (1982) la incluye en la sinonimia de *C. cornuta*.

Recientemente, MERCADAL (1988) ha reconsiderado la validez de la especie de ANDERSSON con respecto a *C. cornuta*, basándose en diferencias morfológicas, morfométricas y citológicas.

La discutida validez de *C. testudo* ha llevado a la autora, como parte de un trabajo en extenso sobre los ceratofrinos "sensu stricto" (PERÍ, MS), a reevaluar los caracteres

morfológicos brindados por ANDERSSON (1945) en su descripción original, y los de MERCADAL (1988), considerando también aquellos osteológicos que permitan la distinción entre *C. testudo* y *C. cornuta*.

### MATERIAL Y MÉTODOS

El material utilizado para este estudio fué provisto en canje o préstamo por las siguientes Instituciones: KU: Kansas University, Museum of Natural History, Kansas, Estados Unidos; NRM (WCM): Swedish Museum of Natural History, Estokolmo, Suecia; MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina; MLP: Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales, La Plata, Buenos Aires, Argentina; MZUSP: Museo de Zoología, Universidade de Sao Paulo, San Pablo, Brasil; USNM: Smithsonian Institution, Washington D.C., Estados Unidos.

Las siguientes abreviaturas fueron utilizadas: LT: longitud corporal total hocico-cloaca; RX: radiografías.

Para este estudio se contó con el holotipo de *C. testudo* (NRM 1912) y con los siguientes ejemplares de *C. cornuta*: KU 205885 (LT = 88.6 mm), Cuzco Amazónico, Perú; y MZUSP 31354, Canindé, Rio Gurupi (LT = 31.5 mm). El análisis osteológico se realizó sobre material radiográfico. En la terminología utilizada se sigue a TRUEB (1973). Como material de comparación se utilizaron individuos juveniles y adultos fijados (F), esqueletizados (E) o diafanizados (D) de acuerdo a la técnica descrita por WASSERSUG (1976) de las siguientes especies:

*Ceratophrys ornata* (Bell, 1843): Argentina: Buenos Aires: Benavidez: MLP 19 (D), MLP 20 (D), MLP 21 (D), MLP 22(D), MLP 23 (D); Riachuelo: MACN Fco. Nro. 5, 4 ej. juveniles (D).

*Ceratophrys cranwelli* Barrio, 1980: Argentina. Córdoba: Monte Maíz: MLP 3 (E), MLP 13 (E), MLP 18 (E), MLP 175 (E); Santa Fé: Tostado: MACN 1840, 3 ej. juveniles (D).

*Ceratophrys aurita* (Raddi, 1823): Brasil: Estado do Paraná: Porción oriental. Porta da Cima: MCI 1750 (E); Dto. Agrícola de Cotia: MZUSP 22976 (E).

*Ceratophrys calcarata* Boulenger, 1890: Colombia: USNM 117510, USNM 145962, USNM 151303 (F y RX), KU 69844 (E).

*Ceratophrys stolzmanni scaphiopezza* Peters, 1967: Ecuador: Salinas: USNM 118272 (RX), USNM 118273 (RX), USNM 118277 (RX).

## RESULTADOS

En el material tipo de *C. testudo*, fueron analizados primeramente los rasgos morfológicos comparándolos con el ejemplar de *C. cornuta* MZUSP 31354 de similar talla (fig. 1 A-B). Para el análisis de los rasgos osteológicos se utilizaron radiografías, las cuales fueron tomadas en norma dorsal. Cabe señalar que la dificultad hallada en la observación de los elementos osificados del esqueleto es debida a la vejez del material y a la descalcificación de esos elementos por su medio de conservación. Por esa razón sólo serán descritos aquellos que ofrezcan mayor claridad.

## RASGOS MORFOLÓGICOS

*C. testudo* (longitud total hocico-cloaca: 31.5 mm) posee un tronco deprimido, corto y ancho, comparable al de un juvenil de *C. cornuta* de 31.7 mm de talla total. El contorno craneano es semicircular, con un canto rostral sin definición y una región loreal amplia, oblicua y plana. El tímpano es visible. Suma importancia reviste el apéndice palpebral, digitiforme, muy espeso y carnoso. Dorsalmente la piel que lo cubre no es continua con la del párpado superior, existiendo entre ambos un resalto que destaca la individualidad del apéndice (fig. 1 C). Por el contrario, en la faz ventral, la piel que cubre el párpado es continua con la del apéndice. Las narinas se encuentran muy próximas entre sí, más próximas al borde anterior del ojo que a la punta del hocico. El espacio interorbital cóncavo es consecuencia de la presencia de un delicado reborde medial orbitario; dicho espacio equivale al diámetro orbitario transverso. El primer dedo de la mano es más corto que el segundo y el extremo de los dedos de los miembros anteriores y posteriores son redondeados. Los miembros posteriores son palmados. La membrana interdigital se extiende desde la mitad de la falange terminal del V hasta la base de la antepenúltima falange del IV, hasta la base de la última falange del III, desde la base de la falange terminal del II como un reborde hasta la mitad de la falange terminal del I. El extremo libre de la membrana es festoneado. Puede observarse un tubérculo metatarsal interno en forma de pala de borde aparentemente cornificado. En el diseño de manchas, *C. testudo* presenta la banda I (de acuerdo a la nomenclatura de diseño de manchas de MERCADAL, 1986), extendiéndose desde el labio superior hasta el borde externo de la órbita. Desde la escotadura craneana, en dirección posterior y a ambos lados de la columna vertebral se extienden dos líneas (denominadas "pliegues" por ANDERSSON, 1945) con tres importantes manchas melánicas sobre las que se desarrollan tubérculos. La mancha I (anterior) presenta un sólo tubérculo alto de forma piramidal comprimido láteromedialmente, la mancha II (mediana) posee un sólo tubérculo orientado hacia el margen medial y otro próximo al anterolateral, la mancha III (posterior) posee un sólo tubérculo que crece sobre el margen medial y otra serie de tubérculos más pequeños que convergen posteriormente en dirección a la cloaca. Todos estos tubérculos de aspecto generalmente cónico presentan la base melánica y el ápice claro. Sobre flancos, cara dorsal y posterior de los antebrazos, tibiofibula y tibiofibular, hay enormes verrugas triangulares de base ancha y ápice agudo, alternándose con otras de aspecto generalmente redondeado. Los miembros anteriores y posteriores son barreados transversalmente

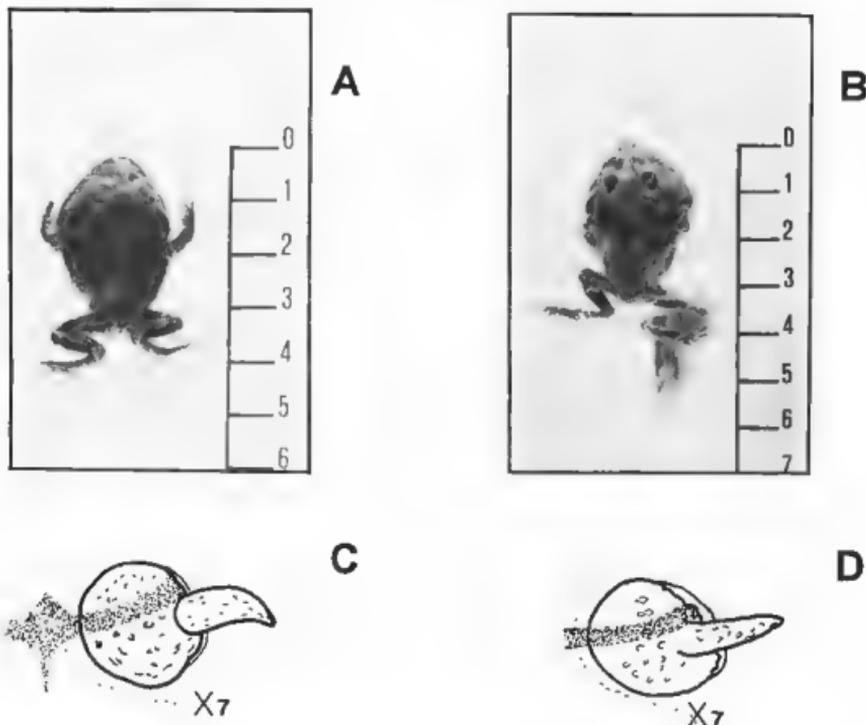


Fig. 1. A, holotipo de *Ceratophrys testudo* (NRM 1912). B, *C. cornuta*, ejemplar juvenil (MZUSP 31354). C-D, párpado y apéndice palpebral: C, *C. testudo*; D, *C. cornuta*. Escalas en centímetros.

#### RASGOS OSTEOLÓGICOS

La piel fuertemente adherida al cráneo permite apreciar la cubierta dérmica del mismo de tipo tuberculado. La misma es notoria en los maxilares, nasales, rama cigomática, rama ótica y porción más dorsal de la rama ventral del escamoso. El cuadradoyugal carece de exostosis. Esta sobreosificación es más notoria en el frontoparietal sobre el borde medial y posterior de la órbita que se encuentra además notoriamente más elevado. La longitud del premaxilar medida sobre la *pars dentalis* equivale a tres veces el ancho máximo craneano medido entre los cuadrados. La *pars palatina* del premaxilar forma un proceso maxilar largo y delgado. En el vómer no es posible apreciar dientes ni mamelón alguno. La articulación mandibular se dispone por detrás de los cóndilos occipitales. La *pars facialis* del maxilar es baja y el maxilar forma aún parte del borde orbitario. No es posible observar osificación del proótico. La rama ótica del escamoso se orienta en dirección

fuertemente posterolateral, el borde medial es moderadamente curvado y termina en extremo fuertemente aguzado. Este extremo se extiende muy por detrás del borde occipital y ligeramente posterior a la articulación mandibular. Se observa un fuerte resalto entre la rama ótica y la rama ventral. La columna vertebral presenta ocho vértebras presacras con delicados espacios intervertebrales. En las tres primeras vértebras no hay contactos entre los arcos neurales derecho e izquierdo respectivos. No se observa escudo dorsal. Las diapófisis sacras están dirigidas posteriormente. El urostilo es corto y equivale aproximadamente a dos tercios de la columna vertebral. Las ramas ilíacas son cortas, siendo su longitud, medida desde el borde posterior del acetábulo, equivalente a la longitud del urostilo. Debido a que la radiografía es de vista dorsal, no puede apreciarse la osificación del pubis. Del esqueleto apendicular se reconoce con claridad la cortedad de la tibiofíbula con respecto al fémur, siendo la longitud de aquélla casi tres cuartos de la del fémur.

## DISCUSIÓN

Del análisis comparado en individuos de similar talla de *C. testudo* y *C. cornuta*, surgen de sus rasgos morfológicos y osteológicos elementos distintivos que fundamentan el criterio de considerar a esas entidades como especies diferentes. La elección de un individuo juvenil de *C. cornuta* principalmente ha sido considerado fundamental para el análisis comparado. Como ha sido visto por la autora en otras especies del género, existen tanto caracteres de la morfología externa, como de la osteología sujetos a variaciones durante el desarrollo ontogenético. Así, el estado del carácter "longitud del dedo I del autopodio menor que el dedo II", considerado por MERCADAL (1988) como un rasgo distintivo de *C. testudo*, es en realidad una proporción que se invierte en el adulto distribuyéndose homogéneamente en todo el género. La ausencia de dientes vomerinos constituye una sinapomorfía con *C. cornuta*, ya que, en ejemplares juveniles de *C. cranwelli* y *C. ornata* de tamaño corporal comparable al del holotipo de *C. testudo*, los dientes vomerinos están presentes y son conspicuos. Sin embargo al no disponer de ejemplares adultos no debe descartarse que eventualmente ocurra su aparición en etapas más avanzadas del desarrollo.

El apéndice palpebral es una autoapomorfía de *C. testudo* y difiere marcadamente del de *C. cornuta*, el cual es ancho en la base y en el cual claramente la piel dorsal del apéndice es continua con la del párpado superior, muy similar a lo observado en *C. cranwelli*. En *C. testudo*, la vista lateral del apéndice palpebral permite distinguir que el borde inferior de dicho apéndice es continuo con la piel del párpado, en cambio, en *C. cornuta* esa zona presenta un pequeño reborde externo (fig.1 C-D).

En ambas especies, la banda interorbital parte por delante del apéndice palpebral. Dirigiéndose medialmente, forma sólo en *C. testudo* una V con el vértice en dirección posterior, y solamente una banda transversa en *C. cornuta*. En la región posterior de la cabeza y en el tronco, el diseño de manchas es muy similar en ambas entidades.

La presencia de un escudo dérmico dorsal no es posible apreciar ni en la observación directa ni en el material radiográfico de las especies en comparación. Si bien la presencia

del escudo dérmico dorsal constituye un rasgo conspicuo de los ceratofrinos, algunas especies, tanto de *Ceratophrys* como de *Lepidobatrachus* y *Chacophrys*, no la poseen. En aquellas especies de *Ceratophrys* que lo presentan, como *C. ornata* y *C. cranwelli*, de las cuales se ha contado con diversos estadios del desarrollo, su aparición ocurre tardíamente, es decir en ejemplares de talla no menor de 40 mm (considerando que esas especies alcanzan un máximo tamaño de 125 mm en las hembras). Según MERCADAL (1988), los ejemplares de *C. cornuta* ZSM 1057/0 y 1058/0 procedentes de Surinam (LT = 70.0 mm y 76.6 mm respectivamente), usados en la comparación con *C. testudo* por esa autora, poseen "una placa a cada lado de la columna vertebral a la altura de los hombros". Desafortunadamente las radiografías de esos materiales solicitadas al Zoologische Staatssammlung München no fueron enviadas, por lo tanto no ha sido posible establecer si estas placas corresponden al escudo dérmico dorsal. Siguiendo atentamente la literatura en la que se menciona la presencia o ausencia del escudo dorsal, no hay en el momento una unanimidad de criterios respecto de la presencia o ausencia de escudo en *C. cornuta*. COCHRAN & GOIN (1970) mencionan que el ejemplar USNM 146251 (Colombia, Amazonas, Leticia, LT = 94 mm) posee escudo dorsal. MIRANDA RIBEIRO (1920), NIEDEN (1923) y LYNCH (1971) describen a *C. cornuta* con ausencia de escudo óseo dorsal. El ejemplar de *C. cornuta* procedente de Perú revisado en este trabajo carece de escudo dorsal. Es importante destacar que los ejemplares asignados a *C. cornuta* en la literatura proceden de una muy amplia área de distribución (fig. 2), y es muy probable que se trate de más de una entidad. Con respecto a *C. testudo*, no es hasta el momento posible considerar discusión alguna sobre la presencia o ausencia de escudo dérmico dorsal, ya que para ello es necesario contar con individuos adultos procedentes de la localidad típica.

De la ornamentación exostósica no puede asegurarse que la misma alcance por completo el borde de la rama ótica del escamoso característico de la juventud del animal. En los ejemplares adultos de *C. cornuta* y de otras especies de *Ceratophrys*, la ornamentación no solamente alcanza el margen del hueso, sino que también bordea el margen lateral de la rama ótica del escamoso. La presencia de procesos palatinos bien conspicuos es una característica constante de los ceratofrinos juveniles. Ha sido observado que, durante el desarrollo ontogenético, la *pars palatina* del premaxilar se adosa a la *pars facialis* de ese hueso, perdiendo los procesos palatinos su individualidad.

El ejemplar de la descripción original de ANDERSSON (1945) y el ejemplar juvenil de *C. cornuta* presentan un maxilar de altura reducida y participando del borde orbitario. Esta participación se pierde en los individuos adultos de *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus*.

Si bien la observación del grado de articulación de la rama medial del pterigoides con el del paraesfenoides se ve dificultada por las condiciones del material, aparentemente, la misma no estaría indicando una amplia superficie de contacto entre esos elementos, relación característica de los individuos adultos.

Entre las diferencias de la morfología externa entre *C. testudo* y *C. cornuta*, MERCADAL (1988) enfatizó en las denominadas "elevaciones óseas de la cabeza" las que encuentran su referencia en los procesos alares del premaxilar, la rama ventral del escamoso y el borde postorbitario correspondiente a la extensión lateral del frontoparietal y que no aportan diferencias significativas en la distinción de esas especies.



Fig. 2.— Distribución de *Ceratophrys testudo* y *C. cornuta*

La morfología de la región temporal es considerada una fuerte evidencia en la distinción de los ceratofrinos Tanto en *C. testudo* como en *C. cornuta*, la rama ótica es fuertemente posterolateral, pero se distinguen al menos en las etapas juveniles por la presencia de un borde medial algo curvado y terminado en extremo afilado en la primera, y un borde medial recto y extremo no afilado en la segunda.

### CONCLUSIÓN

Los ceratofrinos constituyen un interesante conjunto de anuros neotropicales que ha motivado en las últimas décadas su estudio por parte de varios autores (BARRIO, 1968, 1980, BARRIO & DE CHERI, 1970; LYNCH, 1971, 1982; MAXSON & RUIBAL, 1988; MERCADAL, 1986, 1988; REIG, 1960; REIG & CEI, 1963; FAIVOVICH & CARRIZO, 1992; entre otros). Diversas opiniones se han vertido sobre el aislamiento tanto morfológico como serológico y etológico de los ceratofrinos (ver BÁEZ & PERI, 1991), aunque no todos ellos han coincidido completamente en las entidades genéricas incluidas en el grupo o nivel jerárquico. Por lo menos *Ceratophrys*, *Lepidobatrachus* y *Chacophrys* (sobre la validez de este último, ver: MAXSON & RUIBAL, 1988; FAIVOVICH & CARRIZO, 1992; PERI, MS) conformarían un grupo monofilético justificado por varias sinapomorfia osteológicas, incluyendo la fuerte expansión de los procesos transversos de las primeras vértebras presacras (LYNCH, 1982). Entre los caracteres morfológicos distintivos señalados por MERCADAL (1988), quien recientemente ha reconocido la validez de *C. testudo*, se comparte la diferente estructura del apéndice palpebral, la forma del escamoso y de la banda interorbital. La menor longitud del dedo I con respecto al II es un carácter estrictamente juvenil y no puede, hasta el momento, ser considerado diagnóstico de la especie al menos que se compruebe un proceso heterocrónico. Este carácter, en conjunción con otros rasgos como la altura de la *pars facialis* del maxilar, la participación del maxilar en el borde orbitario, el proceso maxilar del premaxilar largo y aguzado, los procesos palatinos individualizados, los arcos neurales cortos y anchos, la ausencia de contacto osificado entre los arcos neurales derecho e izquierdo de al menos las tres primeras presacras, y la longitud de las ramas ilíacas con respecto a la columna vertebral, indican que el holotipo de *C. testudo* es un individuo juvenil y la mayoría de los caracteres diagnósticos brindados por ANDERSSON (1945) y MERCADAL (1988) varían durante la ontogenia. Por ejemplo, la ausencia de escudo dérmico dorsal no puede considerarse un carácter defintorio ya que al desconocerse la talla total que alcanzan estos individuos no puede aseverarse que su aparición ocurra en estadios juveniles tardíos o en individuos jóvenes como se ha visto en *C. ornata* y *C. cranwelli*.

Del mismo modo, las diferencias encontradas por MERCADAL (1988) en tres caracteres métricos (longitud de la cabeza/ancho de la cabeza/distancia naso-orbital; longitud de la cabeza/longitud del pie; y ancho de la cabeza/distancia naso-orbital/longitud de la cabeza/longitud del pie) tomados en el holotipo de *C. testudo* y en dos ejemplares adultos de *C. cornuta*, al ser tomados en el juvenil de esta última especie y comparadas con las de *C. testudo* no resultan significativas.

Finalmente, resulta fundamental el hallazgo de entidades adultas de *C. testudo*, y una nueva diagnosis específica en sus rasgos morfológicos y osteológicos. Entre los caracteres morfológicos presentes en el juvenil de *C. testudo*, la forma del apéndice palpebral y su relación con el párpado superior, la banda interorbital y la membrana interdígital del pie, y entre los osteológicos la ausencia de dientes vomerinos y la forma de la rama ótica del escamoso, constituyen hasta el momento los rasgos distintivos de la especie de ANDERSSON que permiten distinguirla aún en etapas juveniles de *C. cornuta*.

## RESUMEN

Ha sido reexaminado el holotipo de *C. testudo*. Los caracteres diagnósticos brindados por ANDERSSON (1945) y recientemente por MERCADAL (1988) se han cuestionados y comparados por otros presentes en otros miembros del género, especialmente con *C. cornuta*. Se proponen los caracteres morfológicos y osteológicos que permiten reconocer a *C. testudo*.

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento muy especialmente a la Dra. Ana María BÁEZ por su constante incentivo y apoyo en mi trabajo, como así también sus sugerencias y correcciones.

Mi agradecimiento y gratitud al Dr. Erik AHLANDER del Naturhistoriska Riksmuseet de Suecia por haberme facilitado el holotipo de *C. testudo* para su estudio. Así mismo lo hago extensivo al Dr. P. VANZOLINI del Museo de Zoología de San Pablo, a la Dra. Linda TRUEB del Museo de Historia Natural de Kansas, al Dr. R. HEYER del Smithsonian Institution, al Dr. Raymond LAURENT de la Fundación Miguel Lillo, al Dr. José M. GALLARDO del Museo Rivadavia y al Prof. Jorge D. WILLIAMS del Museo de Ciencias Naturales de La Plata por el préstamo y/o donación del material de comparación.

El presente trabajo se realizó gozando la autora de una Beca del CONICET.

## LITERATURA CITADA

- ANDERSSON, L. G., 1945. — Batrachians from East Ecuador. *Arkiv for Zoologi*, **37** (2): 22-24.
- BÁEZ, A. M. & PERÍ, S., 1990. — Revisión de *Wawelia gerholdi*, un anuro del Mioceno de Patagonia. *Ameghiniana*, **27** (3-4): 379-386.
- BARRIO, A., 1968. — Revisión del género *Lepidobatrachus* Budgett (Anura, Ceratophryinae). *Physis*, **28**: 95-106.
- 1980. — Una nueva especie de *Ceratophrys* (Anura, Ceratophryidae) del dominio chaqueño. *Physis*, **39**: 21-30.
- BARRIO, A. & DE CHERI, P. R., 1970. — Relaciones cariosistémicas de los Ceratophryidae de la Argentina (Amphibia, Anura). *Physis*, **30**: 321-329.
- COCHRAN, D. M. & GOIN, C. J., 1970. — Frogs of Colombia. *Bull. U. S. nat. Mus.*, **288**: 1-655.
- FAIVOVICH, J. & CARRIZO, G. R., 1992. — Descripción de la larva de *Chacophrys pierottii* (Vellard, 1948) (Leptodactylidae, Ceratophryinae). *Alytes*, **10** (3): 81-89.

- GORHAM, S. W., 1966. — Liste der recenten Amphibien und Reptilien (Ascaphidae, Leiopelmatidae, Pipidae, Discoglossidae, Pelobatidae, Leptodactylidae, Rhinophryinae). *Das Tierreich*, Berlin, **85**: 1-16.
- LYNCH, J. D., 1971. — Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. nat. Hist.*, **53**: 1-238.
- 1982. — Relationships of the frogs of the genus *Ceratophrys* (Leptodactylidae) and their bearing on hypotheses of Pleistocene forest refugia in South America and punctuated equilibria. *Syst. Zool.*, **31** (2): 166-179.
- MAXSON, L. R. & RUIBAL, R., 1988. — Relationships of frogs in the leptodactylid subfamily Ceratophryinae. *J. Herpet.*, **22** (2): 228-231.
- MERCADAL, I. T., 1986. — *Ceratophrys joazeirensis* sp. n. (Ceratophryidae, Anura) del noreste de Brasil. *Amphibia-Reptilia*, **7**: 313-334.
- 1988. — Sobre la validez de *Ceratophrys testudo* Andersson, 1945 (Amphibia, Ceratophryidae). *Amphibia-Reptilia*, **9**: 1-6.
- MIRANDA RIBEIRO, A. DE, 1920. — Algumas considerações sobre o genero *Ceratophrys* e suas especies. *Rev. Mus. Paul.*, **12**: 391-304.
- NIEDEN, F., 1923. — Anura I. Subordo Aglossa und Phaneroglossa, Sectio 1, Arcifera. *Das Tierreich*, **46**: 1-584.
- PETERS, J. A., 1954. — Herpetological type localities in Ecuador. *Rev. ecuat. Ent. Par.*, **2** (3-4): 352-355.
- PERÍ, S. I., MS. — Relaciones evolutivas de las especies de la subfamilia Ceratophryinae (Anura, Leptodactylidae).
- REIG, O. A., 1960. — La anatomía esquelética del género *Lepidobatrachus* Budgett (Anura, Leptodactylidae) comparada con la de otros ceratofrinos. *Acta y Trab. I Congr. Sudam. Zool.*, La Plata, 1959, **4**: 133-147.
- REIG, O. A. & CEI, J. M., 1963. — Elucidación morfológico-estadística de las entidades del género *Lepidobatrachus* Budgett (Anura, Ceratophryidae) con consideraciones sobre la extensión del distrito chaqueño del dominio zoogeográfico subtropical. *Physis*, **24**: 181-204.
- TRUEB, L., 1973. — Bones, frogs, and evolution. In: J. L. VIAL (eds.), *Evolutionary biology of the Anura*, *Contemporary research on major problems*, Kansas, Univ. Missouri Press: 65-132.
- WASSERSUG, R., 1976. — A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain Technol.*, **51**: 131-134.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.